

УДК 595.422+599.323(571.1)

**ОСОБЕННОСТИ ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ,
СВЯЗАННЫХ С МЕЛКИМИ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ
И ИХ ГНЕЗДАМИ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

© М. Г. Малькова

ФГУН Омский НИИ природноочаговых болезней Роспотребнадзора
пр. Мира, 7, Омск, 644080
E-mail: mmalkova@omskcity.com
Поступила 24.05.2010

Проведен анализ многолетних данных по фауне, ландшафтному распределению и структуре сообществ гамазовых клещей (Mesostigmata), связанных с мелкими млекопитающими и их гнездами в равнинной части Западной Сибири. К настоящему времени на данной территории установлено обитание 249 видов гамазовых клещей (193 свободноживущих и 56 паразитических). Максимальным количеством видов представлены гамазовые клещи на зверьках и в гнездах в северной лесостепи (соответственно 102 и 105 видов). Во всех ландшафтных зонах Западно-Сибирской равнины отмечено 9 видов паразитических клещей, относящихся к 2 экологическим группам: эпизойные *Laelaps clethrionomydis* Lange, 1955, *Laelaps hilaris* C. L. Koch, 1836 и *Hyperlaelaps arvalis* Zachvatkin, 1948 и гнездово-норовые *Androlaelaps casalis* Berlese, 1887, *Eulaelaps stabularis* C. L. Koch, 1836, *Haemogamasus nidiformes* Bregetova, 1955, *Haemogamasus ambulans* Thorell, 1872, *Hirstionyssus isabellinus* Oudemans, 1913 и *Hirstionyssus eusoricis* Bregetova, 1956 (последние три вида имеют смешанный тип паразитизма). Наибольшей специфичностью отличается население гамазовых клещей на мелких млекопитающих в тундре, в южной лесостепи и степи; в гнездах — в южной лесостепи и степи.

Ключевые слова: гамазовые клещи, эпизойные клещи, гнездово-норовые клещи, облигатные гематофаги, факультативные гематофаги.

С мелкими млекопитающими и их гнездами связаны многие членистоногие — паразитиформные клещи (Ixodides, Mesostigmata), акариформные клещи (Oribatei, Trombidiformes, Sarcoptiformes), вши (Anoplura), блохи (Siphonaptera), ногохвостки (Collembola), очень редко — пухоеды (Mallophaga) и некоторые другие. Наибольшие эпизоотическое и эпидемическое значения в природных очагах многих инфекций имеют иксодовые и гамазовые клещи и блохи, которые на разных фазах своего развития тесно связаны с возбудителями, участвуя в поддержании их циркуляции в природе (Балашов, Дайтер, 1973; Земская, 1973; Балашов, 1982; Тагильцев, Тарасе-

вич, 1982; Алексеев, Кондрашова, 1985; Ващенко, 1988). Особый интерес представляют гамазовые (*Gamasina*), многие из которых имеют очень тесные трофические (клещи-гематофаги) и форические (некоторые свободноживущие виды) связи с мелкими млекопитающими (Беклемишев, 1970). Работ по гамазовым клещам Западной Сибири, связанным с мелкими млекопитающими и их гнездами, достаточно много, но ограничиваются они преимущественно периодом 1960—1980-х годов и посвящены большей частью общей характеристике фауны гамазид на отдельных территориях Западной Сибири — Омской (Алифанов, 1955), Тюменской (Зуевский, 1981), Новосибирской (Давыдова, Белова, 1969; Давыдова, Шило, 1980) или Томской (Иголкин, 1958; 1961; 1978; Иголкин и др., 1972) областей. При этом обзорных работ по всей территории Западной Сибири очень мало (Давыдова, 1976; Богданов, 1985; Давыдова, Никольский, 1986).

В данном сообщении приводятся данные по характеру зонального распределения паразитических гамазовых клещей в равнинной части Западной Сибири и особенностям их паразито-хозяйственных отношений с мелкими млекопитающими.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены многолетние (1960—2006 гг.) полевые и архивные материалы по отловам и очесам мелких млекопитающих, а также сбору и анализу состава членистоногих в их гнездах. Работами были охвачены все основные ландшафтные зоны и подзоны равнинной части Западной Сибири — арктические, северные и южные субарктические тундры п-ова Ямал, северная, средняя и южная тайга, подтайга, северная и южная лесостепь, степь; в административном отношении изученная территория включала Ямало-Ненецкий (ЯНАО) и Ханты-Мансийский (ХМАО-Югра) автономные округа, Тюменскую, Омскую, Новосибирскую и Томскую области (см. таблицу).

В полевой работе использовались стандартные методики количественного учета мелких млекопитающих на ловушко-линиях и площадках ловушками Геро (давилками) и (или) живоловками, ловчими канавками с цилиндрами, капканами (Кучерук, 1952; Кучерук, Коренберг, 1964). Членистоногие собирались путем очеса мелких млекопитающих и при разборе содержимого их гнезд (Брегетова, 1956; Тагильцев и др., 1990). Очесывались только достаточно свежие, не поврежденные зверьки. Тушки пойманных зверьков до очеса сохраняли в плотно завязанных полотняных мешочках. Гнезда для исследований собирали только выводковые; гнездовой материал брался из занимаемого пространства полностью вместе с мелким субстратом, находящимся под гнездом и на стенках гнездовой полости. Разбор гнезд и отгонка членистоногих проводилась в лаборатории с использованием термофотоэлектратора с сепаратором для сбора членистоногих (Тагильцев и др., 1990). Собранные при очесах и из гнезд членистоногие фиксировались в 70%-ном спирте для приготовления препаратов и определения видового состава. Просветленные тотальные препараты клещей готовили в жидкости Фора-Берлезе по стандартным методикам (Брегетова, 1956). Виды клещей определяли на микроскопе МБИ-6.

Объем собранного материала из различных ландшафтных зон
и подзон Западно-Сибирской равнины

The general data on volume of the collected material from various landscape zones
and subzones of West Siberian Plain

Ландшафтная зона, подзона	Годы сбора материала*	Очесано зверьков/ осмотрено гнезд	Собрано членистоногих, экз.			
			Зверьки		Гнезда	
			всего	в том числе гамазо- вых клещей	всего	в том числе гамазо- вых клещей
Тундра	<i>1977—1982, 2000—2005</i>	1198/246	9743	8099	12743	11201
Северная тайга	1964, 1974, <i>1981, 1997—2002</i>	1275/6	3702	1815	67	67
Средняя тайга	1962—1973	918/24	2438	1187	305	216
Южная тайга	1971—1985, 1989—1997 , 2003, 2006	1973/345	11449	2532	6880	6270
Подтайга	1968—1985; 1996—2002, 2004	1741/37	8897	2039	1361	1279
Северная лесостепь	1960—1966; 1976—1986; 1987—2006	11284/1685	64626	34416	47174	37123
Южная лесостепь	1967—1991; 1997	1928/102	13307	10467	1922	1366
Степь	1987; 1997—2002	849/116	6965	5445	9827	7648
ИТОГО:	1960—2006	21166/2561	121127	66000	80279	65170

Примечание. * Жирный шрифт — сборы с участием автора; курсив — архивные данные музея ИСиЭЖ СО РАН; обычный шрифт — архивные данные ФГУН ОмскНИИПОИ Роспотребнадзора.

При анализе данных по членистоногим, собранным при очесах зверьков, учитывались способы отлова животных. Для общей фаунистической характеристики использовались суммарные данные, для сравнительной оценки структуры паразито-хозяйных комплексов — данные по очесам зверьков, отловленных только в давилки.

Для статистической обработки материалов использовались редактор таблиц Microsoft Excel for Windows и ППП STATISTICA 6.0 for Windows (Stat Soft, USA). Для анализа данных использовались различные методы индексной оценки: индексы доминирования (Ид, %); обилия (Ио, экз./ос. или экз./гн.); встречаемости (В, %); биотопической приуроченности (Ип, значения от +1 до –1), общности фауны Чекановского-Сьеренсена для количественных данных (Ics, значения от 0 до 1) и информационные индексы разнообразия и выравненности Симпсона и Шеннона (Песенко, 1982; Тагильцев и др., 1990). При оценке сходства сообществ гамазовых клещей использовался кластерный анализ на основе значений индекса Ics (метод невзвешенного попарного среднего: Unweighted pair-group average, UPGMA; мера расстояния — евклидово расстояние). Относительное обилие видов оценивалось по логарифмической шкале Песенко (1982): в сообществах выделялись доминанты, содоминанты (или многочисленные виды), обычные, малочисленные и редкие виды; доминанты и содоминанты отнесены нами к фоновым видам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основании анализа архивных и собственных данных многолетних исследований по фауне и ландшафтному распределению гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими и их гнездами, на территории равнинной части Западной Сибири нами установлено обитание 179 видов гамазовых и других групп клещей, в том числе 137 видов свободноживущих клещей и 42 вида — паразитических.

По данным литературы (Давыдова, 1976; Давыдова, Никольский, 1986), в целом для Западной Сибири известен список из 284 видов гамазовых клещей, связанных с грызунами и насекомоядными, в том числе для равнинной части 179 видов (128 свободноживущих и 51 — паразитических). Ряд видов свободноживущих клещей из семейств Parasitidae, Ameroseiidae, Aceoseiidae, Antennoseiidae, Rhodacaridae, Macrochelidae, Laelaptidae (всего 45 видов), а также представители семейств Zerconidae (9 видов) и Uropodidae (когорты Uropodina; 11 видов) в этом списке не указаны, но данные по ним есть у Зуевского (1981) и в наших материалах. Из паразитических видов не указаны *Androlaelaps dogeli* Schulman, *Haemogamasus ivanovi* Bregetova, 1955, *Hirstionyssus transiliensis* Bregetova, 1956, *Ornionyssus sylviarum* Canestrini et Fanzago, 1877 и *Dermanyssus gallinae* Redi, 1674; последние два вида связаны преимущественно с птицами, но изредка могут встречаться и на грызунах (Брегетова, 1956). Обобщая литературные (Давыдова, 1976; Зуевский, 1981; Давыдова, Никольский, 1986), архивные и собственные данные, можно считать установленным обитание в равнинной части Западной Сибири 249 видов гамазовых и близких к ним клещей, в том числе 193 свободноживущих и 56 паразитических.

По данным наших исследований, по общему количеству видов среди гамазовых клещей преобладали свободноживущие клещи — как на зверьках (97 видов; $72.4 \pm 3.9\%$), так и в гнездах (117 видов; $81.3 \pm 3.2\%$), однако по количеству особей доминировали паразитические клещи — на их долю приходилось от $67.3 \pm 0.2\%$ в гнездах до $90.3 \pm 0.1\%$ на зверьках.

Согласно классификации гамазовых клещей по характеру их питания и типам взаимоотношений с позвоночными хозяевами и их убежищами, предложенной Беклемишевым (1970), и в дальнейшем дополненной Балашовым (1982) и Тагильцевым с соавт. (1990), паразитические гамазовые клещи, отмеченные нами на зверьках и в их гнездах, представлены двумя основными экологическими группами — эпизойными и гнездово-норовыми паразитами.

1. Эпизои представлены клещами родов *Laelaps* C. L. Koch, 1836 и *Hyperlaelaps* Zachvatkin, 1948 из сем. Laelaptidae. По типу питания они относятся к облигатным неискл. гематофагам. Среди них есть как широко распространенные поли- и олигогостальные виды (*Laelaps clethrionomydis* Lange, 1955; *Laelaps hilaris* C. L. Koch, 1836; *Hyperlaelaps arvalis* Zachvatkin, 1948), так и специфические паразиты некоторых видов грызунов: водяной полевки (*Arvicola terrestris* L., 1758) — *Laelaps muris* Ljungh, 1799 и *Hyperlaelaps amphibius* Zachvatkin, 1948; ондатры (*Ondatra zibethicus* L., 1766) — *Laelaps multispinosus* Banks, 1909; полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall., 1771) — *Laelaps pavlovskyi* Zachvatkin, 1948; мыши-малютки (*Micromys minutus* Pall., 1771) — *Laelaps micromydis* Zachvatkin,

1948; копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pall., 1778) — *Laelaps semitectus* L. Koch, 1878; сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr, 1792) — *Laelaps lemmi* Grube, 1851, а также характерный для тундровых серых полевков *Laelaps alaskensis* Grant, 1947. Иногда специфические клещи-эпизои доминируют в общих сборах, но при этом они не достигают высокого суммарного обилия в связи с узкой специализацией к паразитированию на одном виде хозяина. Как правило, они очень обильны на «своих» хозяевах и крайне малочисленны на других видах (особенно это характерно для *Laelaps multispinosus*, *L. muris* и *Hyperlaelaps amphibius*). Такая закономерность известна для моногостальных паразитов, относящихся и к другим систематическим группам животных (Догель, 1947; Кеннеди, 1978).

2. Гнездово-норовые клещи представлены тремя семействами: Haemogamasidae (под *Haemogamasus* Berlese, 1889); Hirstionyssidae (под *Hirstionyssus* Fonseca, 1948) и Laelaptidae (под *Eulaelaps* Berlese, 1903; *Androlaelaps* Berlese, 1903; *Myonyssus* Tiraboschi, 1904). По типу питания они относятся к облигатным (исключительным и неисключительным) и факультативным гематофагам, некоторым свойственно дополнительное питание за счет хищничества (зоофагия: роды *Eulaelaps*, *Androlaelaps*). Адаптированы к постоянному обитанию в гнездах, но бывают весьма многочисленны и на зверьках. Основу этой группы составляют 2 широко распространенных эвригостальных вида — *Haemogamasus ambulans* Thorell, 1872 и *Hirstionyssus isabellinus* Oudemans, 1913, которые, как известно, сочетают в своей жизненной схеме признаки гнездового паразитизма и эпизоюности (Земская, 1969).

В целом наиболее специфический набор видов гамазовых клещей-эпизоютов отмечен на зверьках в тундре (*Laelaps lemmi*, *Laelaps semitectus* и *Laelaps alaskensis*); гнездово-норовых клещей — в южной лесостепи и степи (*Hirstionyssus criceti* Sulzer, 1774, *Hirstionyssus ellobii* Bregetova, 1956, *Hirstionyssus gudauricus* Rasumova, 1957, *Hirstionyssus transiliensis* Bregetova, 1956, *Haemogamasus zachvatkini* Bregetova, 1955, *Haemogamasus citelli* Bregetova et Nelzina, 1952).

Зональное распределение гамазовых клещей на хозяевах и в их гнездах существенно отличалось. Все количественные показатели, характеризующие общую пораженность зверьков гамазидами (Ид/В/Ию), были максимальными в тундрах Ямала (83.1/86.6/6.77), южной лесостепи (78.7/58.9/5.43) и степи (78.2/57.1/6.41), минимальными — в южной тайге (22.1/37.2/1.28) и подтайге (22.9/33.8/1.17). В гнездах зверьков доля гамазовых клещей по всей равнинной территории Западной Сибири была высока, составляя от 70.8±2.6 % до 100 % при встречаемости от 66.7±4.7 % до 91.9±4.5 %; обилие клещей при этом варьировало в широких пределах от 9.0±3.1 до 65.9±8.5 экз./ос.

По количеству представленных видов наиболее богатой оказалась фауна гамазовых клещей на зверьках и в гнездах в северной лесостепи (102 и 105 видов соответственно вида). Существенные отличия были выявлены нами в структуре сообществ гамазовых клещей на зверьках в подтайге и южной лесостепи (здесь показатели информационных индексов разнообразия Симпсона и Шеннона были максимальными), а в гнездах — в подтайге и южной тайге (значения индексов Симпсона и Шеннона были, напротив, минимальными; рис. 1).

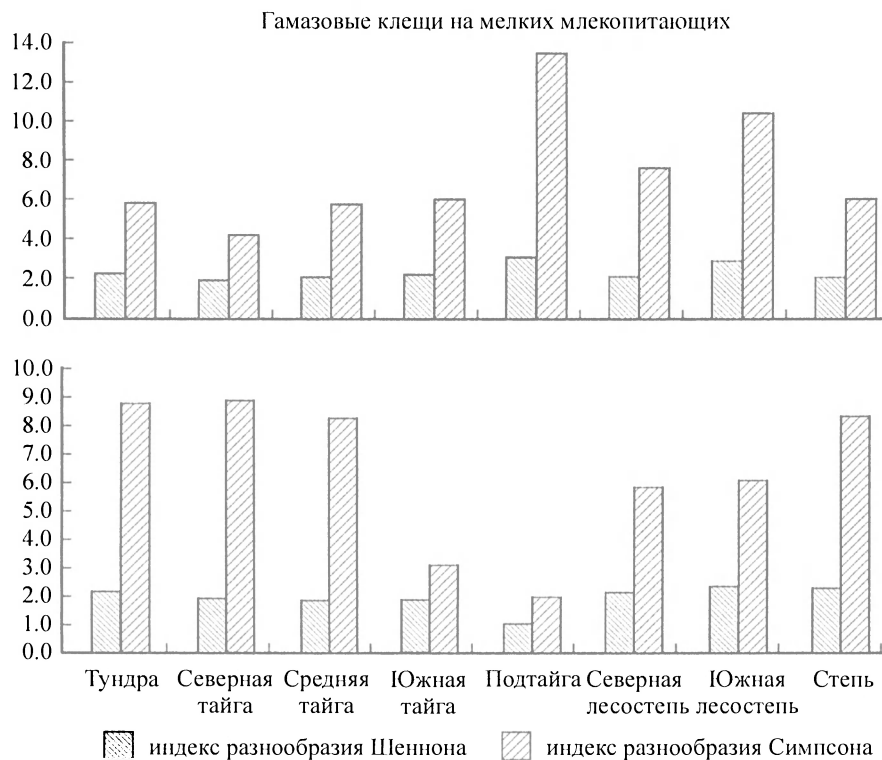


Рис. 1. Видовое разнообразие сообществ гамазовых клещей на мелких млекопитающих и в их гнездах в различных ландшафтных зонах и подзонах Западной Сибири.

Fig. 1. Species diversity in the communities of gamasid mites on small mammals and in their nests in different landscape zones and subzones of the Western Siberia.

Отмеченные структурные изменения в населении гамазовых клещей эктопаразитоценоза отражали зональные перестройки в структуре сообществ хозяев. Так, включение полевой мыши в число фоновых видов в сообщества мелких млекопитающих южных районов подтайги сопровождалось появлением в составе эктопаразитофауны ее специфических паразитов — *Laelaps pavlovskyi* Zachvatkin, 1948 и *Hirstionyssus apodemi* Zuevsky, 1970, а увеличение в общем населении грызунов доли рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) способствовало изменению статуса в общей структуре доминирования характерного для лесных полевок *Laelaps clethrionomys* (стал фоновым видом). В южной лесостепи в населении грызунов увеличилась доля видов степного фаунистического комплекса: джунгарского (*Phodopus sungorus* Pall., 1773) и барабинского (*Cricetulus barabensis* Pall., 1773) хомячков, обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L., 1758) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall., 1779); соответственно в составе эктопаразитофауны появились тесно связанные с ними виды гамазовых клещей рода *Hirstionyssus* (*H. criceti*, *H. transiliensis* и *H. gudauricus*).

В отличие от эктопаразитоценоза изменения в структуре сообществ гамазовых клещей убежищного комплекса были связаны, на наш взгляд, с формированием монодоминантных сообществ гамазид в гнездах грызунов из подтайги, где абсолютно доминировал паразитический *Haemogamasus*

ambulans (Ид/В/Ио = 66.8/48.6/23.1), и южной тайги, где доминировал свободноживущий *Hypoaspis (Pneumolaelaps) marginopilosa* Sellnick, 1940 (51.9/6.1/9.42), характерный для гнездящихся в земле насекомых (шмелей), но адаптированный к форезии на позвоночных животных; в гнезда зверьков попадает при близком расположении, а также при совместном (или перемешанном) использовании убежищ своими хозяевами (Тагильцев и др., 1990). При такой структуре доминирования видовое разнообразие этих сообществ очень низкое (рис. 1).

Из всего набора зарегистрированных нами видов паразитических клещей только 9 видов были отмечены во всех ландшафтных зонах Западно-Сибирской равнины: эпизойные *Laelaps clethrionomydis*, *Laelaps hilaris* и *Hyperlaelaps arvalis*, гнездово-норовые *Androlaelaps casalis* Berlese, 1887, *Eulaelaps stabularis* C. L. Koch, 1836, *Haemogamasus nidiformes* Bregetova, 1955 и клещи, сочетающие элементы убежищного паразитизма и эпизойности — *Haemogamasus ambulans*, *Hirstionyssus isabellinus* и *Hirstionyssus eusoricis* Bregetova, 1956.

1) *Laelaps clethrionomydis* (сем. Laelaptidae) — вид бореальной европейско-сибирской фауны; облигатный неискл. гематофаг. Это единственный представитель рода *Laelaps* в Западной Сибири, для которого отмечены две филогенетически отдаленные группы типичных хозяев — лесные (род *Myodes* Pall., 1811) и серые (род *Microtus* Schrank, 1798) полевки (Земская 1973). Другие виды рода специализированы либо к одному виду хозяина (*Laelaps muris* — водяная полевка; *L. multispinosus* — ондатра, *L. micromydis* — мышь-малютка), либо к группам родственных видов (*L. pavlovskyi* — к полевым и лесным мышам, *L. hilaris* — к серым полевым). С продвижением с севера на юг численность *Laelaps clethrionomydis* и общая пораженность им зверьков менялись незначительно. Повсеместно в эктопаразитоценозах мелких млекопитающих он был либо фоновым (тундры Ямала, средняя тайга и подтайга), либо обычным (южная тайга и северная лесостепь) видом. Однако структура его паразито-хозяйинных отношений в широтном направлении менялась за счет зональной динамики спектра основных хозяев, в число которых в Западной Сибири входят красная, рыжая и узкочерепная полевки. В северных и южных субарктических тундрах Ямала основным хозяином *Laelaps clethrionomydis* была узкочерепная полевка (подвид *Microtus gregalis major* Ognev, 1924; Ид/В/Ио = 43.8/52.1/2.3; Ип = +0.97), в лесной зоне он связан преимущественно с лесными полевыми, особенно в средней тайге (48.1/26.7/0.52; Ип = +0.56) и подтайге (24.5/8.0/0.26; Ип = +0.80). В северной лесостепи встречался на всех видах типичных хозяев, но максимальную приуроченность проявлял лишь к узкочерепной полевке (подвид *Microtus gregalis gregalis* Pall., 1779) — на ней было отмечено около 70 % всех *Laelaps clethrionomydis*, обнаруженных при очесах (Ип = +0.89), а общая пораженность (Ид/В/Ио) ее клещами этого вида составляла 29.2/18.1/1.45; пораженность лесных полевок, в частности, доминирующей в отловах красной полевки, была достоверно ($p < 0.001$) в 1.6—8.5 раз ниже, составив, соответственно, 18.6/4.9/0.17. В южной лесостепи и степи *Laelaps clethrionomydis* встречался практически исключительно на узкочерепной полевке (Ид/В/Ио = 55.0/32.2/3.19; Ип = +0.92), на красной полевке он был единичен (4.1/3.5/0.09; Ип = -0.79).

Ранее высказывались предположения о том, что *Laelaps clethrionomydis* является сборным видом, состоящим из двух видов-двойников: один из них специализирован к обитанию на лесных полевках, второй — на серых полевках (Богданов, 1987). Позже было показано, что клещи, паразитирующие на полевках родов *Microtus* и *Myodes*, достоверно различаются по ряду морфометрических признаков, что может указывать на их принадлежность к разным морфологически близким видам или подвидам (Коралло, Богданов, 2002). Поскольку вопрос о подвиговой дифференциации *Laelaps clethrionomydis* на сегодняшний день окончательно не решен, мы, исходя из особенностей его распределения на типичных хозяевах в условиях различных ландшафтных зон и подзон Западной Сибири, считаем возможным говорить о наличии как минимум двух его морфоэкологических форм — форма «gregalis», приуроченная в своем распространении к узкочерепной полевке, и форма «myodes», более тесно связанная с лесными полевками.

2) *Laelaps hilaris* (сем. Laelaptidae) — западный палеаркт; облигатный неискл. гематофаг. Встречается на широком круге хозяев, но в большей степени связан с серыми полевками, а среди них — преимущественно с полевкой-экономкой (*Microtus oeconomus* Pall., 1776). В гнездах встречается эпизодически и единично. Наиболее высокие показатели его доминирования, встречаемости и обилия (Ид/В/Ио) отмечены на зверьках в подтайге (10.2/1.7/0.12), южной лесостепи (9.9/5.2/0.52) и степи (11.6/8.2/0.61), где он входит в группу многочисленных видов, особенно — на полевке-экономке.

3) *Hyperlaelaps arvalis* (сем. Laelaptidae) — как и предыдущий вид, относится к западным палеарктам, облигатный неискл. гематофаг. Характерен преимущественно для серых полевков, но в пределах этого рода в направлении с севера на юг (в подтайге и степи — также с запада на восток) набор видов основных хозяев меняется. Наиболее постоянным его хозяином на всей исследованной территории была полевка-экономка; в тундрах Ямала он приурочен также к полевке Миддендорфа (*Microtus middendorffi* Poljakov, 1881; Ип = +0.94; Ио = 2.05—2.79 экз./ос.), в южной тайге и подтайге — к темной полевке (*Microtus agrestis* L., 1761; Ип = +0.95 ...+0.96; Ио = 0.31—2.20 экз./ос.), в южной лесостепи и степи — к обыкновенной полевке (*Microtus arvalis* Pall., 1778; Ип = +0.51...+0.94; Ио = 0.68—1.40 экз./ос.).

4) *Eulaelaps stabularis* (сем. Laelaptidae) — голарктический вид; гнездово-норовый паразит, факультативный гематофаг и хищник. На зверьках обычен лишь в лесной зоне (Ид/В/Ио = 5.0/5.0/0.06); в убежищном комплексе гамазовых клещей гнезд мелких млекопитающих входит, как правило, в число фоновых видов (особенно в подтайге и лесостепи) и занимает в общей структуре доминирования второе место после *Haemogamasus ambulans* (Ид/В/Ио = 15.0/20.6/3.85). Выраженной приуроченности к гнездам определенных видов хозяев не проявляет, но чаще всего встречается и достигает наибольшего обилия в гнездах темной полевки (Ид/В/Ио = 25.7/57.9/5.8) и полевки-экономки (35.2/62.5/8.63) в южной тайге и узкочерепной полевки в северной лесостепи (29.8/43.5/14.07) и степи (11.2/53.7/9.72).

5) *Androlaelaps casalis* (сем. Laelaptidae) — гнездово-норовый паразит, облигатный неискл. гематофаг, один из фоновых видов в гнез-

дах некоторых видов итиц. В наших сборах на зверьках был единичен, максимальные показатели его обилия отмечены в гнездах грызунов в южной лесостепи (Ид/В/Ио = 8.1/9.8/1.09). Широкое распространение этого вида в Западной Сибири имеет особое значение, поскольку это один из немногих видов гамазовых клещей, который используется в качестве модельного в вирусологических исследованиях, и для которого экспериментально доказано наличие устойчивых связей с арбовирусами, в том числе — с вирусом клещевого энцефалита (Тагильцев, Тарасевич, 1982; Якименко и др., 1991; Якименко, 1996).

6) *Haemogamasus nidiformes* (сем. Haemogamasidae) — представитель восточно-сибирской фауны; гнездово-норовый паразит, факультативный гематофаг. Регулярно, но единично встречается на зверьках. Максимальное обилие его отмечено в гнездах грызунов на Ямале (особенно — в гнездах полевки Миддендорфа: Ио = 9.4—18.2 экз./гн.).

7) *Haemogamasus ambulans* (сем. Haemogamasidae) — один из самых массовых (особенно в гнездах) и широко распространенных палеарктических видов; облигатный неискл. гематофаг. Как указывалось выше, для *Haemogamasus ambulans* характерно сочетание в жизненной схеме гнездового паразитизма и эпизойности. Проведенный нами сравнительный анализ количественных показателей, характеризующих его роль в эктопаразитоценозе зверьков и в убежищном комплексе их гнезд показал следующее. *Haemogamasus ambulans* присутствовал в очесах практически всегда, его доля в населении гамазовых клещей на зверьках варьировала по ландшафтным зонам в широких пределах — от 1.7±0.1—1.8±0.2 % в южной лесостепи и степи до 13.9±0.7—16.0±0.9 % в различных подзонах лесной зоны; по суммарным данным на его долю в общем списке гамазид, собранных при очесах, приходится 6.6±0.1 %. Высокого обилия на зверьках он также не достигал — зональные значения Ио варьировали от 0.10—0.12 экз./ос. в южной лесостепи и степи до 0.46 экз./ос. в тундре (в среднем по Западной Сибири Ио = 0.21±0.04 экз./ос.). В гнездах ситуация совершенно иная: в убежищном комплексе гамазовых клещей *Haemogamasus ambulans* занимает по суммарным данным первое место (19.0±0.1 % в общих сборах), а численность его в гнездах варьирует по зонам от 0.14 экз./гн. в южной лесостепи до 23.08 экз./гн. в подтайге. По совокупности всех количественных показателей (Ид/В/Ио) он наиболее многочислен в гнездах полевки Миддендорфа на Ямале (24.3/72.7/11.8), полевки-экономки — в южной тайге (51.5/50.0/12.6), водяной полевки в подтайге (96.4/83.3/68.3) и северной лесостепи (69.4/34.0/9.3), степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall., 1773) — в степной зоне (30.4/44.8/15.9). В целом в общей структуре паразито-хозяйинных отношений этого вида с мелкими млекопитающими заметно преобладает гнездовой тип паразитизма, о чем косвенно свидетельствуют более высокие показатели обилия этого клеща в гнездах (в целом по территории Ид/В/Ио = 19.1/28.1/4.85), чем в очесах (соответственно 6.6/10.6/0.21; различия для всех значений достоверны; $p < 0.001$).

8) *Hirstionyssus isabellinus* (сем. Hirstionyssidae) — палеарктический вид, облигатный исключительный гематофаг. Как и предыдущий вид, сочетает в своей жизненной схеме различные типы паразитизма, но в отличие от *Haemogamasus ambulans* в структуре паразито-хозяйинных отноше-

ний *Hirstionyssus isabellinus* с мелкими млекопитающими более выражена тенденция усиления связи с телом хозяина. По суммарным данным на его долю в общем списке гамазид, собранных при очесах, приходится 12.0 ± 0.1 % ($B/I_o = 11.0/0.37$), по ландшафтным зонам этот показатель варьировал от 4.9 ± 0.2 % в южной лесостепи до 43.4 ± 1.2 % в северной тайге. По совокупности всех количественных показателей ($I_d/B/I_o$) *Hirstionyssus isabellinus* был наиболее многочислен на зверьках в тундре ($I_d/B/I_o = 31.6/42.5/2.15$) и северной тайге ($43.4/17.8/0.62$), а максимального обилия достигал на грызунах в южных субарктических тундрах Ямала (до 18.09 экз./ос.), где он практически повсеместно доминировал в населении гамазовых клещей на разных видах хозяев ($I_d = 22.2$ — 70.3 %; $B = 41.4$ — 81.8 %). В гнездах мелких млекопитающих его доля в убежищном комплексе гамазид варьировала от 0.1 ± 0.04 % в степи ($B/I_o = 6.9/0.09$) до 9.1 ± 0.3 % в тундре ($B/I_o = 20.3/4.13$); суммарные показатели по всей территории составили $I_d/B/I_o = 3.0/9.2/0.77$, при этом значения индексов доминирования и встречаемости в гнездах достоверно ниже, чем в очесах ($p = 0.004$ — 0.001). Эти данные позволяют считать *Hirstionyssus isabellinus* нидиколом со значительным элементом эпизойности в жизненном цикле.

9) *Hirstionyssus eusoricis* (сем. Hirstionyssidae) — бореальный европейско-сибирский вид, облигатный исключительный гематофаг. Специфический паразит землероек повсеместно сопутствует им, встречаясь как на теле хозяев, так и в их гнездах; единично отмечается на грызунах. На обыкновенной бурозубке (*Sorex araneus* L., 1758), имеющей в Западной Сибири повсеместное распространение, максимального обилия достигает в средней тайге ($I_d/B/I_o = 68.2/64.8/2.26$) и в степи ($96.7/60.0/20.3$). Очень характерен для гнезд куторы (*Neomys fodiens* Pennant, 1771), где абсолютно доминирует в населении гамазовых клещей ($71.6/77.8/51.0$).

Анализ общности фауны гамазовых клещей на мелких млекопитающих различных ландшафтных зон и подзон Западной Сибири показал, что по

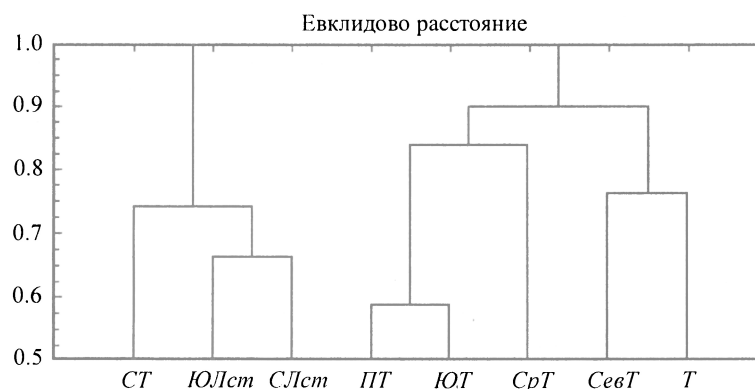


Рис. 2. Уровень сходства видового состава гамазовых клещей на мелких млекопитающих различных ландшафтных зон и подзон Западной Сибири (Unweighted pair-group average, UPGMA).

T — тундра; SevT — северная тайга; CrT — средняя тайга; YOT — южная тайга; PT — подтайга; SLst — северная лесостепь; YLst — южная лесостепь; CT — степь.

Fig. 2. Dissimilarities of different landscape zones and subzones of the Western Siberia by the species composition of gamasid mites on small mammals (Euclidean distances, UPGMA).

уровню фаунистического сходства в населении гамазовых клещей формируются две большие группы (кластеры) — одна объединяет сообщества гамазид на зверьках из степной и лесостепной зон, другая — из лесной и тундровой зон (рис. 2).

Последняя подразделяется в свою очередь на две подгруппы (субкластеры). С одной стороны, высокое сходство обнаруживают сообщества гамазовых клещей на зверьках из тундры и северной тайги ($I_{sc} = 0.48 \pm 0.02$), что связано с общими видами свободноживущих (хищники *Euryparasitus tori* Davydova, 1970, *Euryparasitus medius* Zuevsky, 1971 и эврифаг *Zerconopsis mustairi* Schweiser, 1949) и паразитических (гнездово-иоровый *Haemogamasus liponyssoides* Ewing, 1925) клещей, характерных для северных широт. С другой — очень близки по видовому составу сообщества гамазид на зверьках из различных подзон лесной зоны (I_{sc} от 0.40 ± 0.01 до 0.52 ± 0.02), что обусловлено высокой общностью населения мелких млекопитающих (I_{sc} от 0.60 ± 0.02 до 0.73 ± 0.02) и обилием в очесах широко распространенных эври- и олигогостальных видов (*Hirstionyssus isabellinus*, *Haemogamasus ambulans*, *Laelaps clethrionomydis*, *Laelaps hylaris*, *Eulaelaps stabularis*).

В целом в распространении паразитических гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими и их гнездами в равнинной части Западной Сибири, прослеживается ряд закономерностей:

1. В общем эктопаразитоценозе доля гамазовых клещей в населении членистоногих на мелких млекопитающих максимальна в тундре, южной лесостепи и степи, минимальна — в южной тайге и подтайге; в гнездах мелких млекопитающих доля гамазид по зонам практически не менялась, оставаясь на очень высоком уровне по всей равнинной территории Западной Сибири.

2. Зональное изменение видового состава гамазовых клещей за счет включения или «выпадения» отдельных видов сопровождается перераспределением обилия фоновых видов и соответствующей перестройкой структуры доминирования в сообществах.

3. У гамазовых клещей, адаптированных к паразитированию на ограниченном круге хозяев в пределах одного (род *Microtus*: *Laelaps hylaris*, *Hyperlaelaps arvalis*) или двух родов (роды *Microtus*, *Myodes*: *Laelaps clethrionomydis*), в направлении с севера на юг меняется спектр основных хозяев и структура паразито-хозяйинных отношений.

4. Наиболее специфический набор видов гамазовых клещей-эпизоев отмечен на зверьках в тундре, а гнездово-иоровых клещей — на зверьках и в их гнездах в южной лесостепи и степи. Именно эти виды определяют паразитарную специфичность двух зональных паразито-хозяйинных комплексов членистоногих и мелких млекопитающих — тундрового (включающего территории тундры и, очевидно, лесотундры Западной Сибири) и степного (южная лесостепь и степь).

Список литературы

- Алексеев А. Н., Кондрашова З. Н. 1985. Организм членистоногих как среда обитания возбудителей. Свердловск: УНЦ АН СССР. 180 с.
- Алифанов В. И. 1955. Материалы к изучению фауны гамазовых клещей Омской области в связи с их значением в эпизоотологии туляремии: Тр. Омского гос. науч.-ис-

- след. ин-та эпидемиол., микробиол. и гигиены. Т. 3. Омск: Омское обл. книжное изд-во. 17—26.
- Балашов Ю. С. 1982. Паразито-хозяйственные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука. 320 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 97).
- Балашов Ю. С., Дайтер А. Б. 1973. Кровососущие членистоногие и риккетсии. Л.: Наука. 251 с.
- Беклемишев В. Н. 1970. Биоценотические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука. 499 с.
- Богданов И. И. 1985. Эколого-фаунистические комплексы клещей (Parasitiformes) и блох (Siphonaptera), связанных с мелкими млекопитающими и их гнездами в Западно-Сибирской низменности. В кн.: Природноочаговые болезни человека. Омск. 87—94.
- Богданов И. И. 1987. Некоторые вопросы эволюции гамазовых клещей (Gamasina, Parasitiformes). В кн.: Экология и география членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука. 207—208.
- Брегетова Н. Г. 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea). Краткий определитель. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 246 с.
- Вашенок В. С. 1988. Блохи (Siphonaptera) — переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л.: Наука. 163 с.
- Давыдова М. С. 1976. Гамазовые клещи семейства Parasitidae Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 199 с.
- Давыдова М. С., Белова О. С. 1972. Фауна гамазовых клещей поймы Оби. В кн.: Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск: Наука. 306—324.
- Давыдова М. С., Никольский В. В. 1986. Гамазовые клещи Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 124 с.
- Давыдова М. С., Шило А. В. 1980. Гамазовые клещи ондатры и ее гнезд в лесостепной зоне Западной Сибири. В кн.: Биотехния. Теоретические основы и практические работы в Сибири. Новосибирск: Наука. 124—132.
- Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии. Л.: Наука. 372 с.
- Земская А. А. 1969. Типы паразитизма гамазовых клещей. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 38 (4) : 393—405.
- Земская А. А. 1973. Паразитические гамазовые клещи и их медицинское значение. М.: Медицина. 168 с.
- Зуевский А. П. 1981. Гамазовые клещи, связанные с мелкими млекопитающими Тюменской области, и их значение в природных очагах туляремии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 21 с.
- Иголкин Н. И. 1958. К паразитофауне нор и гнезд мелких млекопитающих в природных очагах инфекций. В кн.: Природноочаговые заболевания: Сб. тр. науч. конф. Томского НИИ вакцин и сывороток. М. 54—58.
- Иголкин Н. И. 1961. Членистоногие — обитатели гнезд мелких млекопитающих в местах распространения заболеваний с природной очаговостью юго-восточной части Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 20 с.
- Иголкин Н. И. 1978. Комплексы эктопаразитов мелких млекопитающих юго-восточной части Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та. 239 с.
- Кеннеди К. 1978. Экологическая паразитология (пер. с англ.). М.: Мир. 230 с.
- Коралло Н. П., Богданов И. И. 2002. К вопросу о систематическом статусе клещей *Laelaps clethrionomydis* Lange, паразитирующих на разных видах хозяев. В кн.: Естественные науки и экология: Ежегодник ОмГПУ. Вып. 6. Омск. 231—239.
- Кучерук В. В. 1952. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек. В кн.: Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 9—46.
- Кучерук В. В., Коренберг Э. И. 1964. Количественный учет важнейших теплокровных носителей болезней. В кн.: Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина. 129—153.
- Песенко Ю. А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

- Тагильцев А. А., Тарасевич Л. Н. 1982. Членистоногие убежищного комплекса в природных очагах арбовирусных инфекций. Новосибирск: Наука. 229 с.
- Тагильцев А. А., Тарасевич Л. Н., Богданов И. И., Якименко В. В. 1990. Изучение членистоногих убежищного комплекса в природных очагах трансмиссивных вирусных инфекций: Руководство по работе в полевых и лабораторных условиях (принципы и методы). Томск: Изд-во Томского гос. ун-та. 106 с.
- Якименко В. В. 1996. Результаты изучения взаимоотношений вирусов комплекса клещевого энцефалита и гамазовых клещей *Androlaelaps casalis* в эксперименте. В кн.: Природноочаговые болезни человека: матер. юбил. науч.-практич. конф. Омск. 115—122.
- Якименко В. В., Богданов И. И., Дрокин Д. А., Калмин О. Б., Тагильцев А. А. 1991. Особенности связей членистоногих убежищного комплекса с возбудителями трансмиссивных вирусных инфекций в колониальных поселениях птиц. Паразитология. 25 (2) : 156—162.

CHARACTERISTICS OF ZONAL DISTRIBUTION OF THE GAMASID MITES CONNECTED WITH SMALL MAMMALS AND THEIR NESTS IN WESTERN SIBERIA

M. G. Malkova

Key words: Mesostigmata, epizoite mites, nidicolous mites, obligatory hematophages, facultative hematophages.

SUMMARY

Analysis of long-term data on the fauna, landscape distribution, and structure of communities of the gamasid mites (Acari: Parasitiformes: Mesostigmata) connected with small mammals and their nests in the plain part of Western Siberia is carried out. By now, presence of 249 gamasid mite species is established in the territory under study, including 193 free-living and 56 parasitic species. Gamasid mites are represented by the maximal number of species on small mammals and in their nests in northern forest-steppe (102 and 105 species respectively). Nine parasitic species from two ecological groups (epizotic and nidicolous) were found in all landscape zones of the West Siberian Plain, namely: 1) epizotic species *Laelaps clethrionomydis* Lange, 1955, *Laelaps hylaris* C. L. Koch, 1836, and *Hyperlaelaps arvalis* Zachvatkin, 1948 (obligatory non-exclusive hematophagous); 2) nidicolous species *Androlaelaps casalis* Berlese, 1887 (obligatory non-exclusive hematophagous), *Eulaelaps stabularis* C. L. Koch, 1836, *Haemogamasus nidiformes* Bregetova, 1955 (facultative hematophagous), *Haemogamasus ambulans* Thorell, 1872 (obligatory non-exclusive hematophagous), *Hirstionyssus isabellinus* Oudemans, 1913, and *Hirstionyssus eusoricis* Bregetova, 1956 (obligatory exclusive hematophagous). Last three species demonstrate the mixed type of parasitism. The population of gamasid mites on small mammals is most specific in tundra, southern forest-steppe and steppe; the fauna of gamasid mites in nests is most specific in southern forest-steppe and steppe.